CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE

DE LA

FIBRE NERVEUSE

CÉRÉBRO-SPINALE

(Structure du cylindre-axe et de l'étranglement de Ranvier)

PAR

JEAN DEMOOR
DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES

TRAVAIL FAIT A L'INSTITUT SOLVAY

(Université de Bruxelles)

JUILLET 1891



BRUXELLES
H. LAMERTIN, LIBRAIRE-ÉDITEUR
20, rue du Marché au Bois

1891

Hommage de l'auteur
J. Demoor.

C. S. Sherrington

CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE

DE LA

FIBRE NERVEUSE

CÉRÉBRO-SPINALE

Bruxelles. — F. HAYEZ, Imprimeur de l'Académie royale de Belgique,
rue de Louvain, 112.

CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE

DE LA

FIBRE NERVEUSE

CÉRÉBRO-SPINALE

(Structure du cylindre-axe et de l'étranglement de Ranvier)

PAR

JEAN DEMOOR

DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES

TRAVAIL FAIT A L'INSTITUT SOLVAY

(Université de Bruxelles)

JUILLET 1891



BRUXELLES

H. LAMERTIN, LIBRAIRE-ÉDITEUR

20, rue du Marché au Bois

1891

CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE

DE LA

FIBRE NERVEUSE CÉRÉBRO-SPINALE

CHAPITRE PREMIER

INTRODUCTION

La structure de la fibre nerveuse a fait l'objet d'un grand nombre de travaux. Depuis l'époque où Leeuwenhoek (1)*, en 1687, soumit pour la première fois un nerf à l'investigation microscopique, on peut suivre toute la filiation des recherches nombreuses qui ont conduit à la conception cytologique actuelle. Fontana (2), Remak (3), Schwann (4), Deiters (5), Ranvier (6), pour ne citer que ceux-là, marquent les grandes étapes de cette évolution scientifique. On admet, comme une donnée classique, que tout cylindre-axe est en relation intime avec une cellule nerveuse à laquelle il se rattache initialement. Le cylindre-axe forme la partie essentielle de la fibre nerveuse; les éléments surajoutés à ce conducteur, tels que la gaine de Schwann, la myéline, sont secondaires et trouvent de multiples raisons d'être dans la protection, la nutrition, l'isolement du cylindre-axe. On ne met plus en doute la nature et l'origine cellulaires de ces

* Les numéros renvoient à la *Bibliographie* qui figure à la fin du travail.

éléments; elles apparaissent avec évidence même dans la fibre adulte, et se déduisent mieux encore du travail embryologique dont on a pu suivre les phases. Quant aux étranglements de Ranvier, leur signification morphologique serait de marquer les différentes cellules qui ont coopéré à l'édification de la fibre; chacun des segments interannulaires représenterait une des cellules juxtaposées pour former celle-ci.

On attribue généralement aux deux ordres d'éléments (cylindre-axe et organes accessoires) des origines distinctes. Le cylindre-axe serait un prolongement de la cellule centrale ou une émanation des éléments cellulaires centraux; il irait, par développement centrifuge, rejoindre l'appareil périphérique né sur place, qui constitue sa partie terminale. Les autres éléments de la fibre nerveuse n'auraient pas cette même genèse : ils dériveraient de cellules conjonctives venant s'accoler à l'élément ectodermique pendant son accroissement.

Telle est, en résumé, la théorie admise par Kupffer, Bidder, Kölliker, His, Sagemehl. A vrai dire, elle n'est pas appuyée par tous les embryologistes, et souvent on fait voir combien il est difficile d'imaginer que chacune des fibres nerveuses, parties du centre, retrouve l'appareil terminal qui lui correspond. Cet argument théorique, sur lequel Hensen insiste beaucoup, ne suffirait pas, à notre avis, pour faire rejeter la manière de voir des auteurs cités plus haut; mais on a invoqué aussi contre eux des faits d'observation. Balfour, se basant sur le mode de développement des nerfs chez les Sélaciens, soutient que plusieurs cellules de la moelle interviennent dans la formation de la fibre. Beard, Van Wijhe (7), Dohrn (8) partagent cette opinion. D'après ces derniers embryologistes, un cordon cellulaire unit primitivement la

moelle épinière aux organes terminaux; l'existence d'un tel cordon, préalablement à l'organisation du nerf qui doit se former au même endroit, ferait admettre que la fibre se développe sur place aux dépens de cellules juxtaposées. Osc. Hertwig (9) insiste beaucoup sur l'existence de ces communications préalables entre les points que le nerf doit unir. « J'attache une importance particulière, dit-il, aux faits mentionnés par Dohrn et Van Wijhe, parce qu'ils sont en parfaite harmonie avec les idées théoriques que j'ai émises sur l'origine du système nerveux, en me fondant sur des recherches faites chez les invertébrés. Ainsi que j'ai cherché à l'établir, les fibrilles nerveuses se forment aux dépens de filaments protoplasmiques unissant des cellules. La formation d'un système nerveux spécialisé est précédée de l'existence d'un plexus de filaments protoplasmiques unissant des cellules; ce plexus apparaît à un moment où les organes nerveux centraux et les organes terminaux sont encore très rapprochés les uns des autres. »

Comme on le voit, le développement de la fibre nerveuse n'est pas encore connu d'une façon certaine; bien des discussions seront encore soulevées sur la nature et l'origine de ses différents éléments.

Le cylindre-axe et les parties accessoires qui l'englobent ont-ils entre eux un simple rapport de voisinage ou faut-il leur attribuer une dépendance plus étroite ou une origine commune? Nous ne le savons pas. Disons seulement que Vignal (10) croit que la myéline provient en partie du cylindre-axe et que Arndt (11) l'assimile à une membrane cellulaire différenciée.

Notre intention n'est pas de discuter actuellement ces questions; si nous les avons signalées en commençant cette

étude, c'est dans le but de montrer combien l'histologie du cordon nerveux est encore incertaine aujourd'hui; cette incertitude autorise les vues nouvelles que nous aurons à émettre en rendant compte de ce que nous avons observé. Et s'il est vrai que, malgré tant de recherches, il persiste encore des points obscurs dans la question purement anatomique, que dirons-nous de la physiologie? Le mode de propagation des excitations le long des nerfs n'est pas connu; d'ailleurs on comprend que si la structure n'est pas suffisamment élucidée, le mécanisme de la transmission ne peut pas être exactement défini.

Lorsque, au mois d'octobre 1889, des expériences furent entreprises à l'Institut Solvay, dans le but d'étudier les courants des nerfs, MM. Heger et Léon Gerard, qui procédaient à ces expériences, se trouvèrent amenés à faire certaines constatations qui ne se conciliaient pas avec l'opinion généralement admise que le cylindre-axe offre une parfaite continuité dans toute sa longueur. C'est à leur demande que nous entreprîmes des recherches sur cette question, en nous limitant à la morphologie.

Le présent travail est le produit de ces études. Nous y exposerons d'abord le résultat de nos observations sur la structure des étranglements de Ranvier; nous verrons ensuite quels sont les rapports existant entre le cylindre-axe et les parties avoisinantes de la fibre nerveuse: nous aborderons dans une troisième partie la structure du cylindre-axe lui-même; enfin, dans un dernier chapitre, nous envisagerons quelle est la portée de cette étude et quelle est, peut-être, sa signification physiologique.

CHAPITRE II

TECHNIQUE

Nos observations ont été faites sur les nerfs de la grenouille, de la salamandre, du pigeon, de la souris, du lapin, du chien et de l'homme.

Nous avons étudié la fibre nerveuse soit sur des préparations de nerf dissocié, et dans ce cas les différents stades de la fixation ont été souvent observés au microscope, soit sur des coupes longitudinales et transversales faites au microtome après inclusion dans la paraffine (méthodes au chloroforme et au xylol).

Pour fixer les nerfs, nous les avons toujours liés sur de petits chevalets en verre, soit en extension physiologique, soit en extension forcée, soit en état de relâchement. Nous fendions chaque fois la gaine conjonctive pour permettre la pénétration des réactifs.

Nous avons employé comme fixateurs l'acide osmique, le nitrate d'argent, le liquide de Gilson modifié, le liquide de Friedmann modifié, le sulfate de thallium.

Acide osmique. — Nous nous sommes servi des solutions au $^1/_{500}$ et au $^1/_{100}$. Le premier liquide donne une excellente fixation. La coloration foncée qu'il produit au bout de douze ou de vingt-quatre heures n'empêche pas l'observation du cylindre-axe dans le segment interannulaire. Nous avons mainte fois fixé les nerfs, et avec de très bons résultats, en les suspendant au-dessus des solutions ci-dessus indiquées, sans les faire plonger dans le liquide.

Nitrate d'argent. — Les solutions employées sont celle à 2 °/₀ et celle à 3 °/₀.

Liquide de Gilson. — Nous mélangeons, par parties égales. au moment de l'emploi, les deux solutions :

Eau : 100 Acide azotique : 4
Alcool : 100 Bichlorure de mercure : 2

Après une fixation de vingt minutes, la pièce est lavée à l'eau distillée et mise ensuite successivement dans les alcools à 60°, 90°, 100°. La coloration ultérieure du tissu est très facile.

Liquide de Friedmann. — Mélange de : acide osmique au centième : 1 volume; acide chromique à 0,5 °/₀ : 7 volumes; acide acétique glacial : 0,3 volume.

Au moment de l'employer, nous diluons le fixateur au cinquième. Nous le laissons agir pendant vingt-quatre heures. Il fixe le cylindre-axe et le reticulum de la gaine médullaire dont il dissout totalement la myéline. Si on a soin de laver complètement la pièce après l'action de ce réactif, on peut obtenir de très bonnes colorations par les matières colorantes habituelles. (Pl. I, fig. 8.)

Sulfate de thallium. — La solution au centième fixe très bien le cylindre-axe, mais elle ne précipite pas la myéline.

*
* *

Les matières colorantes dont nous avons fait usage sont : le picrocarmin, la safranine, l'éosine, le bleu de méthylène, l'hématoxyline de Baumann et l'hématoxyline de Weigert.

CHAPITRE III

STRUCTURE DE LA FIBRE NERVEUSE

PREMIÈRE PARTIE

L'étranglement de Ranvier

§ I. — Historique *.

La fibre qui constitue les nerfs périphériques est limitée par une membrane nommée : *gaine de Schwann*. Cette membrane présente de distance en distance des étranglements : *étranglements de Ranvier*. A leur niveau, la paroi limitante de la fibre est continue d'après certains auteurs, discontinue d'après d'autres.

Ranvier (6) admettait, en effet, autrefois, que la gaine de Schwann s'interrompt à l'étranglement et qu'un anneau de substance cimentaire vient contourner le cylindre-axe dénudé et unir ainsi les membranes des deux segments voisins. L'histologiste français a abandonné cette théorie : il considère

* Au commencement de chaque partie de notre travail, nous donnons l'historique des points qui sont traités spécialement dans le paragraphe. Notre travail ne forme pas une monographie. Aussi notre intention n'est-elle pas de faire l'analyse complète de tous les nombreux travaux qui ont été écrits sur la structure de la fibre nerveuse; nous renvoyons le lecteur, pour cela, aux mémoires de Key et Retzius (13), de Kuhnt (14), de Boveri et de Gedoelst (15). Une bibliographie détaillée et une analyse très remarquable de tous les mémoires parus jusqu'en 1889 se trouvent dans les travaux de ce dernier auteur.

aujourd'hui la membrane de Schwann comme continue. Vignal (10) et Boveri (12) maintiennent la discontinuité. Ce dernier pense que la membrane se réfléchit au niveau de chaque étranglement pour aller recouvrir le cylindre-axe sur toute sa longueur en constituant ainsi l'*innere Neurilemm.*

Boll (16), Rawitz (17), Jacobi (18), Kuhnt (14), Schiefferdecker (19) pensent que la gaine de Schwann est continue dans toute la longueur de la fibre nerveuse. Rawitz (17) observe un épaississement de cette paroi au niveau de l'étranglement, fait sur lequel Key et Retzius (13) avaient déjà, antérieurement, attiré l'attention.

La distance entre deux étranglements consécutifs est variable. Dans la même espèce, chez le même individu, elle dépend de l'épaisseur de la fibre. Ranvier a établi, en effet, que la longueur qui sépare deux étranglements est proportionnelle au calibre de la fibre observée.

§ II. — Observations.

L'étranglement de Ranvier, étudié sur des fibres nerveuses dissociées ou sur des coupes longitudinales de nerf, est loin de présenter un aspect unique et invariable. Des nerfs identiques, traités par les mêmes méthodes, fournissent des images très différentes.

L'étranglement peut être allongé et étroit : les bords qui le limitent dessinent, dans ce cas, une courbure régulière à convexité interne; le tout semble être constitué par deux troncs de cône juxtaposés par leur petite base. Il se compose quelquefois d'un cylindre de petite section, réunissant les deux segments interannulaires voisins qui sont gonflés à

leurs extrémités. La fibrille nerveuse peut aussi ne présenter aucune variation dans son volume; l'étranglement de Ranvier se manifeste, dans ce cas, par une strie transverse qui croise la fibre et par une région claire due à l'interruption de la myéline. (Pl. I, fig. 9.)

Dans les fibres colorées et dans celles fixées par l'acide osmique, l'étranglement se distingue très nettement par la diminution de la largeur et par l'espace peu coloré qui existe à ce niveau. Dans les préparations au nitrate d'argent, l'étranglement est toujours très visible; nous aurons à revenir longuement sur les aspects multiples qu'il prend dans les préparations faites à l'aide de ce réactif.

Les interruptions claires de préparations colorées ou fixées à l'acide osmique ont des longueurs variables. Les couches de myéline de deux segments interannulaires voisins sont tantôt très rapprochées, tantôt très éloignées l'une de l'autre. Ces variations ne dépendent pas de l'action des réactifs, car en étudiant au microscope l'effet des solutions employées, on s'aperçoit que la myéline ne se rétracte habituellement pas pendant la fixation, que la longueur de l'espace clair intermédiaire reste constante, et que le coagulant précipite les gaines médullaires en leur conservant, en définitive, tous leurs rapports.

Chacune des formes que nous venons de décrire caractérise-t-elle une espèce de fibre spéciale? Nous ne le pensons pas, et nous basons notre opinion sur les faits suivants :

1° On trouve dans les fibres vivantes d'une même espèce animale les différents étranglements que nous signalons;

2° Un nerf soumis à l'extension présente des étranglements de Ranvier d'une forme déterminée. Cette forme générale de l'étranglement est autre si l'on examine ce nerf après l'avoir

soumis à une extension plus forte ou plus faible. L'aspect de l'étranglement étant ainsi en corrélation avec les circonstances dans lesquelles le nerf est préparé (et nous ne parlons pas ici de la fixation, ces observations se faisant sur les fibres intactes, non soumises aux coagulants), il est très rare de trouver simultanément et dans une même préparation microscopique, deux catégories de formes différentes d'étranglements;

3° Les étranglements à longs espaces clairs se découvrent principalement dans les nerfs étirés; ceux de longueur moyenne existent dans les préparations faites au moyen de nerfs fixés en état d'extension physiologique; ceux de dimension linéaire réduite se montrent seulement dans les nerfs qui n'ont subi aucun des tiraillements que la technique entraîne souvent, et qui ont été tués en état de *non-extension*;

4° Dans les fibres nerveuses à étranglements ramassés, la myéline présente des boursouflements à la limite de l'étranglement. La coloration est plus intense à ce niveau que partout ailleurs. Tout semble faire admettre que le reticulum renfermant la myéline se soit condensé là de manière à englober sur une longueur plus petite une quantité plus grande de myéline.

La région de l'étranglement serait donc susceptible de modifications morphologiques.

L'extrême variabilité des dimensions nous fait croire que l'étranglement de Ranvier est le lieu d'élection des changements linéaires de la fibre nerveuse. L'allongement physiologique se ferait principalement en cet endroit. Nous disons principalement, car il est évident que les parties terminales des segments interannulaires interviennent aussi dans le phénomène, comme le prouve suffisamment la disposition

ramassée de la myéline à ce niveau dans les fibres à étranglements courts.

Ces modifications importantes de l'étranglement justifient une disposition anatomique que nous signalons plus loin : l'épaississement fréquent de la membrane.

L'intervention des parties terminales des segments interannulaires dans l'allongement de la fibre explique un autre fait sur lequel nous allons insister actuellement : la continuité de la membrane de Schwann au niveau de l'étranglement. Étudions donc la paroi limitante de l'étranglement de Ranvier. Elle présente les caractères microchimiques de la membrane du segment interannulaire. Elle est souvent plus épaisse que cette dernière dans les étranglements de longueur moyenne : elle est au contraire mince dans les étranglements allongés. Elle est dépourvue de structure et elle se continue régulièrement avec la gaine de Schwann du segment interannulaire. On pourrait, à première vue, lui accorder, d'après les préparations au nitrate d'argent, une nature spéciale, à cause de la strie noire qui se dessine souvent à l'étranglement lors de la réduction du sel d'argent. Une observation plus sérieuse vient ruiner cette hypothèse. La bande de réduction que l'on rencontre à l'étranglement est en effet souvent située obliquement (pl. II, fig. 2) ; sa position peut aussi changer brusquement par l'effet des phénomènes osmotiques. D'ailleurs il est facile d'éviter la formation de cette masse noire en traitant la fibre par l'éther ou par le chloroforme avant de la soumettre à l'action du sel métallique.

En somme, le phénomène de réduction auquel nous avons affaire dans cette circonstance n'est pas dû à la membrane.

La paroi qui limite la région de l'étranglement n'est

jamais séparée de la gaine du restant de la fibre; elle ne forme pas une bague libre autour du cylindre-axe comme certains auteurs l'ont admis; sa nature cimentaire ne peut plus être défendue aujourd'hui.

Nous terminons ce chapitre en signalant la présence, au niveau de l'étranglement, d'expansions membraneuses transversales, fixées par leur périphérie à la gaine de la fibre et accolées par leur bord central au cylindre-axe (pl. I, fig. 10). Ces éléments correspondent aux « plaques cellulaires » qui ont été signalées pour la première fois par Gedoelst (15). Nous n'admettons pas entièrement la description que nous en donne cet auteur. Nous reviendrons plus loin sur ce point. Nous n'avons voulu ici que signaler la présence de ces membranes et confirmer ainsi une partie importante du travail de Gedoelst.

DEUXIÈME PARTIE

Rapports du cylindre-axe avec les parties avoisinantes de la fibre nerveuse

§ I. — Historique.

Au centre du canal formé par la membrane de Schwann se trouve le cylindre-axe. Ce cylindre est-il continu ou discontinu? La plupart des histologistes le représentent comme passant à travers les étranglements sans s'interrompre à leur niveau; qu'il se rétrécisse ou se gonfle, qu'il soit ondulé ou droit, toujours est-il qu'il passe d'un segment à l'autre de telle manière qu'on a pu dire qu'en partant de la cellule centrale il se prolonge jusqu'à la périphérie.

Les quelques auteurs qui se sont occupés du mode de

propagation des excitations dans les nerfs en tenant compte de l'existence des étranglements de Ranvier n'ont pas été moins affirmatifs à ce sujet. Maurice Leblanc (20), dans un article intitulé « Du rôle de la tension superficielle dans les phénomènes physiologiques », représente le cylindre-axe comme continu et traversant les segments successifs du tube nerveux comme une broche.

Contrairement à cette manière de voir, si généralement acceptée, Engelmann (21) a nettement affirmé que le cylindre-axe est discontinu; les dessins publiés dans son travail montrent des interruptions manifestes au niveau des étranglements de Ranvier; mais ces vues n'ont guère été admises.

Boll (16), Arndt (11), Adamkiewicz (22) ont aussi décrit des noyaux qui rompent l'homogénéité du cylindre-axe. Ces noyaux, sur la valeur morphologique desquels on se livre encore à des débats contradictoires, ne sont pas localisés à l'étranglement; on en aurait vu dans les portions inter-annulaires.

La discussion est dirigée aujourd'hui dans une autre voie. Elle porte non tant sur la persistance ou l'interruption du cylindre-axe que sur son aspect propre dans les différents points de son parcours. C'est ainsi que les uns voient son diamètre se restreindre à l'étranglement, que d'autres le voient rester uniforme, que d'autres enfin croient à un accroissement de son volume. [Lavdowsky (23), Gedoelst (15), Jacobi (18).]

Nous avons examiné la membrane de Schwann et le cylindre-axe; étudions maintenant les autres parties de la fibre nerveuse:

A. Dans le segment interannulaire;

B. Dans la région de l'étranglement.

A. Entre la membrane de Schwann, d'une part, et le cylindre-axe, d'autre part, existent différents éléments histologiques que nous allons signaler.

On admet généralement aujourd'hui l'existence en dedans de la membrane de Schwann, d'un reticulum appliqué intimement contre elle et formé de névrokératine ou de plastine. D'après Ewaid et Kühne (24), cette substance est reliée, au moyen de filaments irréguliers, à un deuxième réseau interne qui entoure le cylindre-axe. Le reticulum de nature albuminoïde qui entoure la gaine de Schwann représenterait dans chaque segment interannulaire le protoplasma de la cellule qui a formé ce segment. Ce protoplasma s'invaginerait, d'après quelques auteurs, au niveau des étranglements pour aller se continuer avec la « gaine de Mauthner » qui a été décrite autour du cylindre axile. Cette continuité existe-t-elle réellement? L'accord est loin d'être établi. Ce qui est certain pour tous ceux qui admettent le réseau de Kühne, c'est que ce reticulum est interrompu à l'étranglement, c'est-à-dire qu'il n'y existe pas.

Sous la zone plastinienne existe la couche de myéline. Celle-ci présente, de place en place, des incisures obliques que Schmidt (25) a mises le premier en évidence. Ces incisures découpent la gaine médullaire en une série de cornets s'emboitant les uns dans les autres (segments de Lantermann). Quelle est leur nature? Ranvier les croit constitués par une membrane réunissant la gaine de Schwann au cylindre-axe. Gedoelst (15) et Schiefferdecker (19) les supposent formés par la présence d'une substance gonflant fortement par l'eau. Gedoelst décrit des tractus qui réunissent l'un à l'autre les deux segments voisins. Schiefferdecker considère les incisures de Schmidt comme semblables aux étranglements de Ranvier, dont elles ne différeraient que par l'âge.

Quant à la gaine de myéline elle-même, ce n'est pas là, non plus, une couche unie et sans structure. On sait depuis Lantermann (26) qu'elle n'est pas homogène en ce sens qu'elle est constituée par une substance contenue dans un reticulum d'une matière spéciale. Plusieurs auteurs n'admettent pas la présence de ce reticulum ; Ranvier le considère comme un résultat artificiel de la fixation. Cependant, d'après toutes les recherches de Rumpf (27), Lahousse (28), Joseph (29), Leydig (30), Gedoelst (15), cette trame organique existe réellement dans la couche myélinique. Pour les uns, elle est absolument spéciale, pour les autres elles se rattache au réseau de Kühne. Dans tous les cas, elle représenterait, elle aussi, dans le segment interannulaire un reticulum analogue à celui que nous trouvons dans toute cellule. La myéline, répandue dans ce stroma, ne serait alors que l'enchylème de l'élément cellulaire formé par ce segment de la fibre.

On le voit, la nature cellulaire du segment interannulaire, sur laquelle Ranvier et Engelmann (21) ont appelé depuis longtemps l'attention, se confirme chaque jour davantage. Presque tous les travaux actuels viennent rendre l'homologie plus certaine et plus lumineuse.

Quelle est la valeur morphologique du cylindre-axe dans cet élément cellulaire? Question importante, mais restée sans réponse jusqu'ici, car les histologistes se rangent presque tous à l'avis de Ranvier qui, dans l'assimilation du segment interannulaire à une cellule complète, élimine toute intervention du cylindre-axe. On pourrait leur appliquer à tous les mots de l'histologiste français :

« Il est évident que dans cette comparaison je néglige le cylindre-axe, dont la signification morphologique ne peut être comprise dans l'état actuel de nos connaissances, et que

les hypothèses que je pourrais faire à ce sujet sont en ce moment beaucoup moins fondées que les précédentes. »

B. Étudions les éléments qui existent entre le cylindre-axe et la gaine de Schwann au niveau de l'étranglement.

Ranvier signale autour du cylindre-axe un renflement biconique. Il admet au même niveau la présence d'une substance colloïde qui forme pour le nitrate d'argent et pour le picrocarminate d'ammoniaque un chemin qui conduit au cylindre d'axe la substance cristalloïde qui baigne la surface du tube nerveux.

L'existence du renflement biconique est douteuse. Depuis Ranvier, personne n'a confirmé sa présence exclusive et constante aux étranglements.

Tourneux et Le Golf (31) admettent à ce niveau la présence d'une substance jouissant de la propriété de décomposer le nitrate d'argent. Ces auteurs ajoutent que le précipité obtenu par ce réactif peut disparaître au bout d'un certain temps.

Pour Jacobi (18), la membrane du cylindre-axe et la gaine de Schwann emprisonnent en ce point un liquide séreux. Le renflement biconique de Ranvier ne serait d'ailleurs qu'une dilatation très localisée du cylindre-axe.

Jakimovitsch (32) croit que le renflement de Ranvier est formé par le rapprochement de deux larges stries sombres transversales du cylindre-axe, et qu'il peut exister sur toute la longueur de celui-ci.

Dans son premier travail, Gedoelst (15) décrit l'étranglement comme une cavité vide traversée par le cylindre-axe. Dans son deuxième mémoire, il signale, à ce niveau, une membrane cellulaire présentant des aspects très variés, qui

s'insère sur la membrane de Schwann de façon à dessiner des figures multiples. Ce septum est perforé soit d'un grand nombre d'ouvertures qui laissent passer les différents filaments constitutifs du cylindre-axe, soit d'une ouverture unique qui livre passage au faisceau fibrillaire tout entier. Quant aux renflements biconiques, Gedoelst les décrit comme des produits artificiels, comme des « dépôts d'argent dont il n'est guère encore possible de donner une interprétation satisfaisante. »

§ II. — Observations.

La matière de remplissage de l'étranglement s'étudie très bien sur les préparations à l'acide osmique qui ont été colorées ultérieurement par la safranine, sur celles obtenues par la méthode au trichlorure d'or ou par l'imprégnation au nitrate d'argent.

Cette substance occupe une étendue variable suivant le degré d'étirement de l'étranglement.

Elle n'est pas de nature protoplasmique. Elle ne présente pas, en effet, les réactions colorantes du protoplasma; elle se dissout dans le liquide de Friedmann qui fixe au contraire très nettement le reticulum de Kühne et la couche protoplasmique qui entoure le noyau, principalement dans les jeunes fibres.

Elle possède tous les caractères de la matière qui emplit les incisures obliques de Schmidt.

Comme nous ne voulons attirer l'attention que sur quelques points de la structure du segment interannulaire, et notamment sur la nature de la zone qui entoure le cylindre-

axe, nous n'aurons pas à faire, dans cette étude, une analyse complète et détaillée de la structure du segment intérannulaire.

A notre avis, la périphérie du cylindre-axe donne attache à des filaments radiaires irréguliers, qui vont se perdre dans la couche à myéline. Ces tractus sont irréguliers et dans leur forme et dans leur direction; ils ne sont pas répandus symétriquement autour du cylindre axile; ils existent dans certaines coupes, ils manquent dans d'autres (pl. I, fig. 1).

Nous n'assimilons pas ces filaments d'attache et la zone périphérique du cylindre à l' « innere Hornscheide » de Ewald et Kühne. Nous n'avons pu découvrir ce reticulum interne; aussi croyons-nous, avec Gedoelst, qu'il n'existe pas. La périphérie du cylindre-axe et les filaments qui s'y attachent se colorent par l'hématoxyline, mais très peu par l'éosine. Le réseau kératinique des auteurs allemands fixe l'hématoxyline et l'éosine; il est plus serré et plus rustique que le grêle ensemble de filaments délicats qui viennent s'attacher au cylindre-axe. Avons-nous affaire ici à un système analogue au reticulum que Joseph (29) a signalé dans le cylindre-axe et qu'il décrit se continuant jusque dans la myéline? Peut-être bien.

Entre le cylindre-axe et la couche de myéline on trouve sur toutes les préparations un espace périaxial ou zone intermédiaire (pl. II, fig. 1). Cette région existe-t-elle sur le vivant, ou est-elle le résultat de la contraction du cylindre-axe et des couches médullaires? Nous pensons qu'elle correspond à la nature et nous produisons ci-après les faits qui justifient notre opinion.

La zone en question se retrouve notamment sur les préparations obtenues à l'aide de l'acide osmique ou du liquide de

Gilson, fixateurs considérés habituellement comme respectant les rapports des organes. D'ailleurs, n'est-il pas difficile d'admettre que des réactifs nombreux et variés amènent une rétraction des éléments de la fibrille nerveuse, tellement uniforme que l'aspect du cylindre-axe et de la gaine médullaire reste toujours régulier et constant? Dans des fibres mal fixées, dans des nerfs coagulés tardivement après absorption d'une certaine quantité d'eau, comme cela arrive souvent quand on suit la méthode de fixation par le trichlorure d'or, on voit que le cylindre-axe emplit presque complètement l'espace périaxial dans lequel il flottait primitivement. Dans ce cas, le cylindre-axe est irrégulier et présente un aspect variqueux absolument artificiel.

En étudiant la fibre vivante et en suivant ensuite la fixation par le nitrate d'argent au microscope, Engelmann (21) démontre que l'espace périaxial n'existe pas. Nous avons repris ces expériences et nous sommes arrivé à des conclusions essentiellement différentes de celles du professeur d'Utrecht.

Sur la fibre intacte, la membrane de Schwann est peu visible. Cette paroi est doublée d'une substance très réfringente qui entoure une colonne centrale dans laquelle rien ne se différencie. On ne distingue au niveau de l'étranglement que la membrane périphérique et le cylindre central. L'action de l'acide osmique se manifeste de la façon suivante : la membrane s'individualise de mieux en mieux, la myéline apparaît plus nette, les irrégularités nombreuses que montre cette couche dénotent bien qu'il y a là précipitation d'une matière à l'intérieur d'un reticulum différencié; un corpuscule de myéline est expulsé quelquefois dans la région centrale (zone périaxiale). Le cylindre-axe se dessine insen-

siblement au centre de la colonne formée par la fibre nerveuse. S'opère-t-il une rétraction qui diminue petit à petit le diamètre normal du cylindre-axe? Le mode de fixation ne le démontre pas. Dès que le cylindre apparaît sous forme d'un tractus légèrement coloré, il a la largeur qu'il conservera pendant toute la durée de la fixation et qu'il possédera après la fixation totale. Il arrive assez souvent que le cylindre-axe soit accidentellement dénudé de ses couches protectrices sur une certaine longueur; cette portion du cylindre n'est pas visible sur la fibre non soumise aux réactifs. Elle apparaît brusquement par l'action de ceux-ci: dans ces conditions, la portion dénudée est visible alors que la partie entourée par la myéline ne l'est pas encore. Celle-ci se dessine bientôt. Mais on n'observe jamais au niveau de la réunion des deux parties du cylindre-axe des figures cunéiformes transitoires qui apparaîtraient inévitablement si la fixation du cylindre-axe était accompagnée d'une rétraction aussi intense que celle décrite par Engelmann.

La zone périaxiale dont nous admettons l'existence est-elle homologue à la « gaine que Mauthner paraît avoir observée le premier et dont les propriétés optiques et microchimiques sont telles qu'on est vivement tenté de la considérer, avec Ranvier, comme une couche de protoplasma enveloppant le cylindre-axe, de la même façon que la gaine de Schwann est doublée d'une mince lame protoplasmique » [Renaut(33)]? Nous ne le croyons pas. Nous ajoutons d'ailleurs que nos recherches sont insuffisantes pour que nous puissions nous prononcer d'une façon décisive sur ce point.

TROISIÈME PARTIE

Structure du cylindre-axe

§ I. — Historique.

A. *Structure intime du cylindre-axe.*

La structure intime du cylindre-axe a donné lieu à de nombreuses théories qui peuvent se grouper en deux classes :

1° Théories qui défendent l'homogénéité de cet organe ;

2° Théories qui défendent la nature fibrillaire de cet organe.

Comme partisans de la première conception, citons : Waldeyer (34), Merkel (35), Grandry (36), Kölliker (37), Beale (38), Kuhnt (14), Boll (16), Rumpf (27), Schiefferdecker (19), Arndt (11), Kühne (24), Steiner (39). Comme défenseurs de la seconde théorie, nommons : M. Schultze (40), Tizzoni (41), H. Schultze (42), Lavdowsky (23), Engelmann (21), Frey (43), Ranvier (6), Kupffer (44), Tamamschef (45), Todaro (46), Axel Key (13), Retzius (13), Jakimovitsch (32), Vignal (10), Lahousse (28), Gedoelst (15), Joseph (29), Klein (47), Feist (48), Leydig (30).

Dans l'une et l'autre catégorie d'observateurs, il s'en rencontre qui assimilent le cylindre-axe à un véritable capillaire et décrivent la membrane qui le limite ; d'après cette manière de voir, nous aurions affaire à un organe constitué d'une substance périphérique dense et hyaline, et d'une matière interne différente, beaucoup plus fluide que la première et présentant des aspects variés. Kuhnt (14),

Arndt (11), Schmidt (25), Jakimovitsch (32), Mauthner (49), Todaro (46), Tamamschef (45), Fromann (50), Roudanowsky (51), Klebs (52), Kühne (24), Schiefferdecker (19) sont les principaux auteurs qui admettent cette structure.

Le cylindre-axe est un élément vraiment cylindrique et non rubanné, qui occupe une bonne partie de la largeur de la fibre. De composition chimique essentiellement différente de la gaine qui l'entoure, il est évident que ce cylindre doit avoir une zone périphérique différenciée, sinon anatomiquement, du moins physiquement. La tension superficielle doit, en effet, déterminer à la périphérie de ce cylindre une zone-limite que l'on ne peut ne pas admettre. Arndt (11) insiste, avec beaucoup de raison, sur ce fait. D'ailleurs, plusieurs auteurs décrivent une véritable paroi limitante; nous nous rallions à cette théorie et nous prouverons plus loin que la zone-limite est anatomiquement distincte de la partie centrale du cylindre.

Quelle est la structure de la partie centrale du cylindre-axe?

Analysons les travaux des auteurs qui défendent la théorie fibrillaire.

Max Schultze (40) signala le premier cette structure. Il la décrivit dans son étude sur la muqueuse olfactive, mais il généralisa bientôt sa découverte et admit ainsi la structure fibrillaire pour tous les nerfs.

Le travail de cet auteur fut remis en lumière par Hans Schultze (42). La structure fibrillaire fut acceptée bientôt par un grand nombre d'auteurs. Faut-il dire que l'interprétation ne fut pas unique ni même uniforme?

Pour Kupffer (44), les fibrilles flottent dans un sérum: pour Jacobi (18), elles sont entourées d'une substance très

homogène. D'autres auteurs ne parlent pas de l'espace existant entre les fibrilles.

Les fibrilles ne restèrent pas longtemps les éléments les plus simples que l'on eût à décrire dans le cylindre-axe, car ces fibrilles seraient formées par des corpuscules (Protoplasmafaden) qui, irrégulièrement distribués dans la substance fondamentale du cylindre, se localisent, dans certaines conditions, en stries longitudinales [Schmidt (25) et Arndt (11)].

Cette dernière théorie est importante pour la compréhension de la striation transversale que l'on observe quelquefois dans le cylindre-axe.

Fromann (50) signala le premier la striation transversale du cylindre-axe traité par le nitrate d'argent. Cette structure est loin d'être incompatible avec celle qui est analysée plus haut. Fromann le concevait parfaitement : « Daraus schloss ich, das ich zwei chemische differente Substanzen im Axencylinder vor mir hatte : die *körnige*, unterfibrilläre, von *silber stahlblau gefärbte* (vielleicht einer Silberalbuminatverbindung) und die von *carmin roth tingirte, nervöse Substanz der Fibrillen*... Auf Grund meiner mit Silbermethode erziehlten Bilder muss ich gegenüber der Schmidt'schen Deutung der Querstreifung, die er sich auf ähnliche Weise entslanders denkt, wie die Querstreifung am animalen Muskel der Wirbelthiere betonen, dass die von mir gesehenen, in ihren dichteren aneinander Fügung die dunklen Querzonen constituirenden Körner zu trennen sind von der Substanz der durchlaufenden Fibrillen des Axencylinders. Auch stellen die Körner nicht etwa Varicositäten der Fibrillen dar. Da ich sie nicht wohl identificieren kann mit der M. Schultze'schen interfibrillären Substanz, bin ich geneigt sie für eine Silberalbuminatverbindung zu halten, in welcher vielleicht die interfibrilläre Substanz ein Bestandtheil ausmacht. »

Les stries de Fromann furent généralement considérées comme artificielles. Schwann [*] émit cependant un avis contraire : « Il me semble difficile d'admettre, dit-il, que des formations aussi régulières que les stries en question puissent être obtenues artificiellement si dans l'organe il n'y a pas de disposition correspondante. »

Grandry (36), Schmidt (25), Kuhnt (14), Arndt (11) se rallièrent à cette opinion. Le dernier de ces auteurs obtint la striation transversale au moyen de méthodes très variées; il insista d'ailleurs sur la variabilité très grande des aspects sous lesquels se présente nécessairement le cylindre-axe, qui n'a pas une structure constante pendant les différents états physiologiques par lesquels il passe. Jakimovitsch (32) fit une étude détaillée de ce point si intéressant pour la physiologie. Il établit que la striation transversale ne s'obtient nettement que dans les fibres nerveuses des animaux qui sont encore en pleine vitalité et qui ont encore leur excitabilité nerveuse absolument normale. La striation est nulle dans les nerfs des animaux épuisés ou soumis au chloroforme; elle n'existe plus dans les nerfs qui sont restés inactifs pendant un certain temps. Les stries noires transversales sont formées par des grains noirs placés les uns à côté des autres; elles présentent des aspects différents suivant l'état fonctionnel du nerf. Elles n'apparaissent jamais dans la fibre de Remak.

Joseph (29) a décrit dans le cylindre-axe un réseau très irrégulier et beaucoup plus délicat que le réseau homologue de la couche de myéline; il le nomme l' « Axengerüst ». Ce stroma est en rapport direct avec le réseau névrokératinique

[*] *Bull. Ac. Sc. de Belg.*, 2e série, t. XXV, p. 287.

de la myéline. Dans les mailles de ce filet existe une substance non colorée par l'acide osmique. Cette matière serait la véritable substance conductrice. Elle est fibrillaire. Ces recherches de Joseph sur les nerfs électriques et sur les nerfs de *Torpedo, Lophius, Rana, Raja, Canis, Felis domestica*, viennent confirmer, en grande partie, les idées de Kölliker sur l'anatomie de la fibre nerveuse.

Nous avons dit que tous les observateurs n'admettent pas la constitution fibrillaire du cylindre-axe. Même parmi les partisans de cette théorie, peu d'auteurs parlent de cette haute régularité des fibrilles que quelques-uns décrivent et représentent. Il se fait ainsi que la théorie qui défend l'existence de corpuscules nerveux élémentaires localisés plus ou moins en fibrilles longitudinales, a des rapports très intimes avec la théorie qui défend la nature non fibrillaire de cet organe. Kuhnt (14), Boll (16), Rumpf (27), Fleischl (53), Schiefferdecker (19) sont les auteurs principaux qui ont décrit cette structure du cylindre-axe. Et la remarque que nous faisons plus haut n'est, en somme, que celle de Kuhnt (14) : « Dieselbe (la striation longitudinale) bildet aber, wenn man sie genauer betrachtet nicht einzelne längere Linien, sondern viele kleinere wellige Strichelchen, die nicht zusammenhängen, und nur im Grossen und Ganzen das Bild durchziehender Streifen vortauschen. Die Strichelchen sind allein der optische Ausdruck eines geschrumpften und daher unregelmässigen und unebenen Proteinstoffes. »

B. *Structure du cylindre-axe au niveau de l'étranglement de Ranvier.*

Après avoir passé en revue les idées émises sur la texture générale du cylindre-axe, nous allons examiner en détail ce que nous connaissons de la structure de cette partie de la fibre nerveuse au niveau de l'étranglement de Ranvier.

En parcourant la littérature de la question, nous voyons que la plupart des auteurs admettent une structure spéciale du cylindre-axe à ce niveau. Le cylindre axile est, en effet, rarement décrit ou figuré comme conservant son calibre normal en ce point. On le représente ordinairement avec un volume réduit. [Kuhnt (14), Engelmann (21), Feist (48), Ranvier (6)], Gedoelst (15) signale, en outre, l'existence fréquente d'un renflement à l'étranglement, renflement qui est compris entre deux parties amincies. L'aspect externe n'est pas seul à changer : l'organe semble acquérir aussi certaines propriétés spéciales.

Jacobi (18) décrit des granulations qu'il a trouvées souvent dans le cylindre-axe à l'étranglement ; il est vrai qu'il admet que ce sont là des produits de l'action du nitrate d'argent.

H. Schultze (42) figure une fibre fixée au nitrate d'argent, qui présente à l'étranglement une bande très claire, limitée de chaque côté par deux masses noires dont la longueur est de beaucoup supérieure à celle des disques noirs de Fromann.

Gedoelst (15) décrit une membrane criblée que traversent les fibrilles constitutives du cylindre-axe ; il représente également une série de fibres dans lesquelles le nitrate d'argent a laissé le cylindre-axe clair au niveau de l'étranglement, tandis qu'il a formé deux gros culots de chaque côté de la zone restée transparente.

Pour Engelmann (21), le cylindre-axe est interrompu à chaque étranglement de Ranvier. L'auteur est arrivé à cette conclusion en étudiant les fibres nerveuses fixées au nitrate d'argent et en analysant dans cet organe les processus de la dégénérescence consécutive à la section du nerf. Nous croyons que les résultats anatomiques obtenus par le professeur hollandais sont faux. Mais nous tenons à faire remarquer combien les conceptions de Engelmann sont intéressantes pour la physiologie. La théorie de Engelmann fut généralement rejetée; elle fut même très peu discutée. Nous verrons plus loin ce que nous devons en admettre; nous aurons aussi à l'examiner dans la partie physiologique de notre étude; actuellement nous avons à tenir compte simplement des procédés suivis par l'auteur et à les discuter.

Après avoir sectionné un nerf moteur, Engelmann observe que la dégénérescence graisseuse est rapidement totale dans le bout périphérique du nerf et que le processus pathologique s'arrête au premier étranglement dans le bout central. Le fait est réel. Justifie-t-il la conclusion de l'auteur? Nous ne le croyons pas. Le bout périphérique de la fibre dégénère rapidement : cela se comprend. Tout organe qui ne travaille plus, disparaît; le conducteur nerveux qui n'est plus sollicité dans sa partie coupée par aucune transmission centrifuge ne sera-t-il donc pas condamné à une mort rapide? Dans la partie centrale du nerf, la dégénérescence atteint en peu de temps l'étranglement le plus proche. Elle outrepasse tardivement ce point, souvent même elle se limite à cet obstacle. En saurait-il être autrement? Le segment interannulaire auquel on accorde une valeur cellulaire, est sectionné par le milieu; la nécrose de la moitié centrale de cette cellule blessée est à peu près fatale. Le cylindre-axe qui est plongé à ce

niveau dans un foyer soumis au processus de la dégénérescence, sera atteint bientôt et secondairement par la régression. Nous disons : secondairement; on voit, en effet, que la modification pathologique entame d'abord la partie périphérique de la fibre, c'est-à-dire la myéline, pour n'attaquer le cylindre-axe qu'ultérieurement. On voit même souvent un chicot de ce dernier dépasser quelque peu l'étranglement au niveau duquel s'est arrêtée la nécrose de la zone périphérique de la fibre.

Pourquoi le trouble anatomique ne se communique-t-il pas immédiatement au segment voisin? Est-ce parce que le cylindre-axe est discontinu, comme le prétend Engelmann? La lésion primaire est dans la cellule formant le segment interannulaire. Si cette cellule n'altère pas par voisinage l'élément voisin, ou du moins si elle ne le fait que très péniblement, il faut en conclure que la portion centrale du nerf est restée entièrement saine. Les excitations centrales continuent à lui parvenir, elle travaille; elle oppose une barrière à l'envahissement de la dégénérescence. Le cylindre-axe est sans cesse traversé par le courant nerveux centrifuge, il est entouré d'une gaine qui reste normale : rien ne justifierait donc sa dégénérescence immédiate au delà du premier étranglement situé au-dessus de la section.

Engelmann est revenu, dans un deuxième travail, sur son idée de la discontinuité du cylindre-axe. En poursuivant au microscope les différents stades de la fixation de la fibre nerveuse, il a démontré l'interruption anatomique du cylindre-axe. Mais ces résultats n'ont jamais été confirmés, et, pas plus que tous les auteurs actuels, nous ne sommes parvenu à les obtenir.

Jacobi (18) critique les observations de Engelmann. Décla-

rant que cet auteur a négligé les données que nous fournit l'évolution embryologique du nerf, il considère son travail comme défectueux, tant, sans doute, dans sa partie physiologique que dans sa partie anatomique. La question serait entièrement autre si le nerf se développait *in loco*, dit-il à la fin de son examen critique. — A cela il faut répondre que la genèse de la fibre nerveuse n'est pas aussi certaine que Jacobi le suppose bien. Nous avons vu, en effet, que la naissance de la fibre nerveuse sur place aux dépens d'un cordon cellulaire antérieurement différencié est défendue actuellement par toute une série d'embryologistes. Un des arguments fondamentaux de Jacobi s'effondre en conséquence.

Jacobi a d'ailleurs des vues très intéressantes sur la fibre nerveuse. Il nie la discontinuité du cylindre-axe, mais il admet ses grandes variabilités structurale et physiologique au niveau de l'étranglement de Ranvier.

§ II. — Observations.

Le cylindre-axe subit des variations de volume et de coloration au niveau de l'étranglement de Ranvier. Ces modifications s'observent sur toutes les fibres, étendues ou non.

Le calibre est ordinairement diminué. Ce rétrécissement est limité souvent par deux renflements qui se trouvent chacun immédiatement au delà de l'étranglement (pl. I, fig. 10). Nous avons souvent observé un renflement intermédiaire (pl. II, fig. 3) aux deux premiers. Ces aspects multiples dépendent, d'après nous, de l'état d'extension ou de rétraction dans lequel la fibre a été fixée. La coloration du cylindre-axe est ordinairement plus pâle au niveau de l'étranglement que dans la

partie du cylindre comprise dans le segment interannulaire et qui a été atteinte par le réactif colorant.

La variabilité du cylindre-axe à l'étranglement ne peut être comprise qu'après une étude attentive de la structure de cet élément dans toute sa longueur. Mais, au préalable, une question doit être résolue : c'est celle de la continuité ou de la discontinuité du cylindre-axe.

A. Le cylindre est-il continu ou discontinu à l'étranglement ?

Pour résoudre cette question, nous avons repris les observations de Engelmann. Après avoir étudié, très en détail, l'effet de l'acide osmique et du nitrate d'argent sur les nerfs de la grenouille, du lapin et du chien, nous nous croyons en droit de déclarer que *le cylindre-axe ne cesse pas d'exister au niveau de l'étranglement.*

Nous discuterons plus loin la théorie de Engelmann avec toute l'attention qu'elle mérite.

Étudions les stades successifs de la fixation par l'acide osmique et par le nitrate d'argent.

Effets de l'acide osmique. — Pendant les premiers temps de la fixation, le cylindre-axe n'est pas visible. Il apparaît bientôt en se marquant premièrement dans le segment interannulaire. Il n'est pas distinct en ce moment au niveau de l'étranglement, ce qui a fait dire à Engelmann que le cylindre, à l'état normal, emplissait, dans certains cas, toute la largeur de l'étranglement. Pendant une deuxième période, le cylindre-axe apparaît à l'étranglement; il s'y caractérise de mieux en mieux, mais il y persiste toujours beaucoup plus pâle que dans le segment interannulaire.

Effets du nitrate d'argent. — La continuité morphologique du cylindre-axe est plus rapidement marquée par ce réactif que par l'acide osmique. Mais la coloration due à la réduction du sel reste très longtemps faible à l'étranglement, alors que, dès le commencement de la réduction, une teinte noire intense existe de chaque côté de cet espace clair intermédiaire (pl. II, fig. 3). Souvent même, un segment absolument transparent persiste pendant deux ou trois heures entre les deux régions noires. Ainsi se dénote, non une discontinuité du cylindre-axe, mais une hétérogénéité de la substance interne de celui-ci, peut-être même une discontinuité de cette région interne.

La réduction du nitrate d'argent dans le cylindre-axe présente en somme trois périodes bien distinctes.

Dans la première, une coloration noire apparaît de chaque côté de l'étranglement. Ce stade, qui a été surtout étudié par Engelmann, lui a fait croire à la discontinuité du cylindre-axe.

Dans la seconde (pl. I, fig. 6), la coloration noire se renforce et la région intermédiaire entre les deux masses d'argent réduit s'obscurcit légèrement à la périphérie ; la paroi limitante du cylindre-axe est très nette alors, elle passe sans aucune modification de la portion du cylindre contenue dans le segment interannulaire à la partie du cylindre qui est comprise dans l'étranglement. Ce deuxième stade, qui est celui sur lequel nous avons principalement fixé notre attention, montre la continuité de la gaine du cylindre et la discontinuité ou l'hétérogénéité de son contenu.

Dans la troisième période (pl. I, fig. 7), la portion moyenne du cylindre-axe s'obscurcit beaucoup, la discontinuité de la partie interne du cylindre-axe devient alors vague et dou-

teuse. C'est ce troisième stade qui a été décrit par Ranvier et qui a fait dire à cet auteur qu'il y a continuité du cylindre-axe dans toute la longueur de la fibre.

Le cylindre-axe présente donc une structure spéciale à l'étranglement. Nous nommerons dorénavant cette partie du cylindre la RÉGION INTERMÉDIAIRE.

Les aspects obtenus par l'action du nitrate d'argent ne sont pas artificiels. Il est utile d'insister sur ce point.

Tous les histologistes admettent que la pénétration des réactifs se fait principalement, sinon exclusivement, par l'étranglement de Ranvier. Le processus de fixation du cylindre-axe justifie suffisamment cette thèse. L'influence des réactifs se fait, en effet, sentir sur le cylindre-axe premièrement dans la région de l'étranglement ; de là cette action s'étend sur la portion du cylindre qui est située dans le segment interannulaire. C'est ainsi que la réduction du nitrate d'argent commençant vers la région de l'étranglement, forme bientôt là un culot d'argent qui, s'allongeant petit à petit et se serrant de plus en plus, empêche la pénétration ultérieure du réactif et s'oppose ainsi à la coloration générale du cylindre-axe.

Étant donné ce mode d'entrée du fixateur, il faudrait, si le cylindre-axe était homogène, que la coloration noire apparût à l'étranglement avant de se dessiner de chaque côté de la *région intermédiaire*. Nous venons de voir précisément qu'il n'en est pas du tout ainsi ; nous sommes donc autorisé à conclure que la *région intermédiaire* est différente des autres parties du cylindre-axe.

A l'appui de cette manière de voir, nous signalons encore les faits suivants :

En traitant le nerf par l'éther ou par le chloroforme

quelques minutes après l'imprégnation par le nitrate d'argent, on empêche la coloration noire de se produire dans la région intermédiaire, alors qu'elle apparaît très nettement de chaque côté de la région.

L'expérience n'est pas concluante. Une objection se présente immédiatement à l'esprit. L'éther ou le chloroforme n'ont peut-être agi que sur la région intermédiaire, beaucoup plus accessible aux réactifs que n'importe quel autre point du cylindre-axe. Ils n'ont pas agi sur toute la longueur du cylindre-axe, que protège la myéline ; l'action des dissolvants ayant donc été locale, il n'est pas étonnant de voir les différentes régions du cylindre-axe jouir de propriétés distinctes.

L'expérience suivante répond à l'objection.

Nous soumettons les fibres nerveuses dissociées à l'action du chloroforme ou de l'éther jusqu'au moment où la myéline est atteinte et dissoute. Nous faisons alors l'imprégnation au sel d'argent et nous laissons la réduction se faire. Dans ces conditions, le cylindre devient noir sur toute sa longueur ; mais une région reste absolument claire : c'est la *région intermédiaire*. Si l'on a soin de faire un lavage total de la préparation soumise à ces manipulations, on conserve alors des fibres nerveuses dont le cylindre-axe se présente sous forme d'un tractus noir interrompu de place en place par des espaces clairs, qui sont toujours localisés aux étranglements de Ranvier. (Pl. I, fig. 1, 2, 3, 4, 5.)

Nous avons trouvé dans les travaux de Ramon y Cajal (58) des figures de nerfs du lobule électrique de la torpille qui sont un sérieux argument en faveur de notre théorie. Ces nerfs, traités par le nitrate d'argent à $^1/_{300}$, offrent des étranglements caractérisés par l'absence de myéline, par l'aspect clair et transparent, par les deux masses noires qui les

limitent. Ces dessins sont très analogues à ceux que nous donnons à la fin de notre travail et qui ont été faits d'après nature, alors même que nous ne connaissions pas encore les intéressants travaux de l'auteur espagnol. Ramon y Cajal appelle l'attention sur l'extrême variabilité de cette région de l'étranglement. Nous avons fait plus haut la même remarque et nous aurons à la reproduire encore plus loin.

Voici le texte du professeur de Barcelone :

« En ella, son faciles de ver las estrangulaciones, reveladas por la palidez de la fibra y sobre todo por la presencia de los discos de soldadura (veanse las figuras 2, 6 y 7), de color negro intenso, situados en el remate de la mielina y a una distancia variable. Unas veces, son tan proximos que casi se tocan; y otras estan apartados por una zona estrecha y clara de gran extension (fig. 7). »

B. Quand on fait l'imprégnation au sel d'argent, sans action préalable des dissolvants, la coloration noire du cylindre-axe ne s'étend (dans le segment interannulaire) que sur une certaine longueur. Cette teinte n'est d'ailleurs pas uniforme, car l'organe présente, souvent d'une façon très nette, la striation transversale de Fromann.

Les stries claires de Fromann ne sont pas homologues aux régions intermédiaires. Elles sont, en effet, granuleuses, légèrement colorées et séparées vaguement seulement des disques obscurs. Elles ne sont pas constantes, car elles ne s'obtiennent que sur des fibres non fatiguées. Les régions intermédiaires sont, au contraire, très nettement démarquées, elles ont un aspect hyalin caractéristique; elles existent toujours, quoique leur forme varie avec le degré d'extension de la fibre, et probablement aussi avec l'état physiologique dans

lequel se trouve le nerf au moment où l'on procède à sa fixation.

Quelle est la valeur de la striation transversale ?

Boveri (12) prétend qu'elle est nulle; cette structure serait artificielle; on pourrait l'obtenir en faisant agir le nitrate d'argent sur de l'albumine contenue dans des capillaires. Nous avons tenu à refaire ces expériences. Pour étudier l'action du réactif, nous avons rempli d'albumine de l'œuf des capillaires de dimensions variées. Nous avons fait pénétrer ensuite dans ces tubes du nitrate d'argent (au $^1/_{100}$ et au $^1/_{300}$) et nous les avons exposés ensuite à la lumière du jour. Les effets obtenus varient avec la valeur de la section des tubes.

Dans les capillaires très fins (pl. II, fig. 4), nous remarquons, après la réduction du sel, un aspect *fibreux* du contenu. Le précipité qui s'est produit dans la lumière du tube s'est disposé en une série de stries longitudinales plus ou moins irrégulières qui rappellent exactement les tractus longitudinaux que nous observons dans le cylindre-axe. Car nous devons dire ici que nous n'avons jamais pu découvrir dans le cylindre-axe une structure franchement fibrillaire et telle que les fibrilles pussent être suivies, comme éléments distincts, dans toute la longueur du segment.

En étudiant la pénétration du nitrate d'argent dans des capillaires de calibre moyen, nous avons remarqué que la zone de réduction progressive a une forme conique. Le sommet arrondi de ce cône est situé sur l'axe du capillaire rempli d'albumine et est dirigé vers la région qui n'a pas encore subi l'effet du sel d'argent. Quand la pénétration et la réduction sont terminées, on trouve dans le tube une striation oblique, orientée dans le sens du cône de pénétration dont nous venons de parler. (Pl. II, fig. 5.)

Dans les capillaires plus larges que ces derniers, il n'y a plus aucune striation. Un précipité granuleux emplit toute la cavité du tube. (Pl. II, fig. 6.)

Dans aucun de nos nombreux essais, nous n'avons vu se produire une striation transversale quelconque.

Quelles sont donc nos conclusions relativement à ces faits ?

Nous nous croyons en droit d'admettre, en nous basant sur nos observations et sur nos expériences, et en nous appuyant sur les faits avancés par un grand nombre d'auteurs, que les stries transversales de Fromann ne sont pas une production artificielle et qu'elles correspondent à une structure déterminée du cylindre-axe.

Quant à la structure fibrillaire du cylindre, nous pensons qu'il est impossible de nier l'existence, dans certains cas, d'une certaine striation longitudinale du cylindre-axe. Mais, nous l'avons dit plus haut, la texture que nous avons toujours retrouvée est une texture fibreuse irrégulière, dépourvue de tout parallélisme entre les fibrilles et de toute égalité de volume de ces éléments. L'apparition de cette structure est-elle le résultat d'une première décomposition, le cylindre-axe se dissolvant à la longue dans l'eau, le sérum, la solution physiologique, comme l'admettent Rumpf (27) et Klein (47) ? Il nous est impossible de l'admettre.

Mais nous pensons que la nature des réactifs et le mode de leur pénétration influent beaucoup sur l'apparition des fibrilles dans le cylindre-axe. C'est ainsi que nous croyons pouvoir défendre l'idée que l'aspect fibreux du cylindre-axe dépend, tout au moins en partie, du processus mécanique de la progression du réactif fixateur dans le capillaire formé par cet organe.

C. Nous avons à démontrer maintenant que le cylindre-axe constitue un véritable système capillaire, ayant un contenu et une région périphérique anatomiquement différenciés.

Dans les coupes longitudinales de nerfs traités par l'acide osmique, le cylindre-axe possède la forme d'un large tractus à bords parallèles, qui se rétrécit au niveau de chaque étranglement pour reprendre, au delà, son volume normal. Sur des coupes colorées par la safranine, l'hématoxyline, le bleu de méthylène, le cylindre présente deux zones de coloration : une externe claire et une interne obscure (pl. II, fig. 1). La première a une épaisseur constante, la seconde une largeur variable. La région interne est grumeleuse, sa coloration présente des intensités variables. La double coloration existe quelquefois au niveau de l'étranglement; dans ce cas, la région opaque interne est très réduite; le plus souvent on ne trouve à ce niveau que la zone périphérique hyaline : le centre du cylindre apparaît alors sous forme d'une ligne longitudinale réfringente.

La double coloration du cylindre-axe est nettement visible sur les coupes transversales de nerf. La région interne, avide de colorant, se montre tachetée et non régulièrement ponctuée, son contour est le plus souvent net et circulaire. La zone périphérique a une limite externe souvent irrégulière et dentelée.

Les deux régions interne et externe du cylindre-axe sont en somme bien différenciées. Les colorants les individualisent nettement dans maintes circonstances, les sels métalliques les font bien ressortir. Nous ne voulons d'ailleurs pas prétendre que ces deux zones soient de natures absolument distinctes, nous voulons simplement appeler l'attention sur leur non-identité.

Comme conclusion, au point de vue morphologique, le cylindre-axe est un système capillaire : sa partie périphérique est plus dense que sa partie centrale. L'enveloppe constitue un tube à section fort variable, dont les calibres moindres correspondent en général au niveau des étranglements de Ranvier. La région capillaire centrale est occupée par des substances liquides ou semi-liquides. Les caractères chimiques et physiques de ces substances sont essentiellement différents suivant qu'il s'agit des régions interannulaires à calibre plus large et à longueur plus grande, ou des *régions intermédiaires* rétrécies correspondant aux étranglements.

CHAPITRE IV.

CONCLUSIONS.

I. Le cylindre-axe constitue la voie de transmission de l'énergie nerveuse; il intervient seul dans cette fonction; à ce point de vue, les parties qui l'entourent sont accessoires: aussi longtemps que le cylindre-axe persiste, la transmission peut se faire.

S'il est vrai que l'on a voulu quelquefois attribuer à la myéline un rôle dans la conduction et localiser dans le cylindre-axe d'une part, et dans la gaine myélinique de l'autre, des voies de propagation de courants de qualités différentes [Meynert (57)], c'est sans aucune raison plausible, et pareille hypothèse doit être abandonnée.

II. Étant admis que le cylindre-axe constitue la voie normale et suffisante de la transmission, on doit se demander si la structure du cylindre-axe ne peut éclairer la physiologie du nerf en montrant quelles sont les conditions matérielles réalisées pour assurer la conduction.

L'assimilation du nerf à un conducteur électrique s'est imposée à l'esprit de tous les observateurs depuis que Dubois-Reymond (54) a établi la similitude de la « force nerveuse » et de l'électricité. Mais on se trouve arrêté, en faisant cette assimilation, par certains faits non expliqués, tels que la lenteur de la propagation du courant, ou encore ce fait qu'un nerf ligaturé ou régénéré se comporte, pendant un certain

temps, différemment vis-à-vis de l'excitant électrique et de l'excitant nerveux.

Pour élucider ce problème, on n'a que rarement songé à invoquer la corrélation qui doit inévitablement exister entre le mode de propagation de l'énergie qui résume toute la fonction du nerf et la structure de la fibre nerveuse.

L'un des rares auteurs qui aient envisagé le problème à ce point de vue, Engelmann, dont nous avons discuté les opinions, a représenté le cylindre-axe comme discontinu; nous ne pouvons nous rallier à sa manière de voir, et nous sommes d'accord avec tous les histologistes pour la rejeter; mais, sans présenter de discontinuité ou d'interruption véritable, comme le veut Engelmann, le cylindre-axe n'est pas identique à lui-même dans toute sa longueur; son hétérogénéité s'affirme précisément par l'existence d'une *région intermédiaire* distincte au point de vue chimique, localisée au niveau des étranglements de Ranvier dans les fibres du système encéphalo-rachidien. Les phases de la réduction par le nitrate d'argent, l'action des réactifs indiqués plus haut, et particulièrement celle du chloroforme et de l'éther, autorisent de notre part une conclusion formelle à cet égard : le cylindre-axe n'est pas assimilable à un conducteur homogène; les portions de cylindre-axe contenues dans chacun des segments de Ranvier sont distinctes; elles sont unies l'une à l'autre par la *région intermédiaire;* sous ce nom nous désignons la portion intersegmentaire du cylindre-axe; elle existe au niveau de chacun des étranglements de Ranvier.

III. La nature cellulaire de chacun des segments interannulaires, établie par les beaux travaux de Ranvier, a été confirmée, comme nous l'avons vu, par les recherches embryo-

logiques les plus récentes; mais si cette théorie nous conduit à considérer le cordon nerveux comme le résultat d'une concaténation cellulaire, elle n'a pas expliqué la signification du cylindre-axe dans cette différenciation : si chacun des segments interannulaires est une cellule, on se trouve fort gêné de se représenter la genèse du cylindre-axe formant un tout homogène et continu à travers la longue chaîne des cellules juxtaposées pour constituer une fibre. Aussi avons-nous vu que Ranvier néglige le cylindre-axe dans son exposé (p. 15). En admettant notre manière de voir, cette difficulté disparaît peut-être, le cylindre-axe pouvant être envisagé comme formé de fragments dont chacun correspond à une cellule différenciée, c'est-à-dire à un segment interannulaire; la *région intermédiaire* représente le point d'union de deux de ces fragments, de même que l'étranglement de Ranvier, dans son ensemble, représente la jonction ou la soudure de deux cellules primitives, génératrices.

IV. La valeur des étranglements de Ranvier, au point de vue du développement et de la constitution définitive d'une fibre nerveuse, ne nous paraît pas avoir été jusqu'ici suffisamment comprise : Ranvier a établi qu'une fibre s'allonge par accroissement de tous ses éléments constitutifs. Ce processus existe, mais peut-il nous rendre compte des agrandissements considérables que le nerf doit subir pendant la croissance de l'être? Pour expliquer l'élongation du nerf, Vignal (10) a invoqué le fait que des « segments intercalaires » s'ajouteraient à ceux qui existent déjà et qu'ainsi le développement indéfini d'une fibre serait dû à l'addition de segments nouveaux, s'interposant entre des segments plus anciens. A l'appui de cette manière de voir, nous pouvons invoquer

les résultats que nous avons obtenus en préparant par l'acide osmique des nerfs de jeunes chiens, de jeunes chats et de tritons. En dissociant les cordons nerveux de tritons jeunes, notamment, nous avons toujours vu que certaines fibres restaient pâles pendant que les fibres voisines devenaient très foncées; les unes et les autres présentaient la plus grande analogie de structure, avec cette différence toutefois que dans les fibres pâles (les plus jeunes?), nous avons vu un grand nombre de fois, au niveau des étranglements, des noyaux cellulaires entourés de protoplasme. Le mécanisme d'accroissement décrit par Vignal nous paraît trouver un point d'appui dans cette observation, à condition que ces noyaux entourés de protoplasme puissent représenter ici, au moins en germe, les « segments intercalaires » que cet auteur a décrits. Sur ce dernier point, nous ne pouvons pas nous prononcer d'une manière formelle, mais nous tenons pour très probable un tel mécanisme d'accroissement des fibres nerveuses. D'ailleurs, quel que soit le mode d'accroissement que l'on envisage, le cylindre-axe se comporte toujours autrement dans sa portion interannulaire et dans sa portion correspondant à l'étranglement. On peut trouver dans ce fait un argument en faveur de l'hétérogénéité du cylindre, puisque, quelle que soit la théorie que l'on imagine, on doit considérer que les choses se passent au niveau de l'étranglement, autrement que dans les autres parties de la fibre.

V. On sait que l'étranglement de Ranvier est le siège des échanges nutritifs indispensables à la vie du nerf, mais on ne doit pas, à notre avis, limiter la signification physiologique de cette région à la fonction nutritive. Il y a lieu de tenir compte de l'existence de cette région au point de vue du mécanisme de la transmission nerveuse elle-même.

Avant d'émettre notre opinion sur ce point, nous tenons à rappeler qu'Engelmann a signalé la discontinuité du cylindre-axe comme une nécessité physiologique. On a vu que nous ne croyons pas à une véritable discontinuité, telle qu'Engelmann l'avait comprise, mais bien à l'hétérogénéité que nous pensons avoir démontrée. Cette hétérogénéité suffit pour réaliser, au point de vue électrique, des conditions spéciales de transmission que MM. Heger et Léon Gerard étudient actuellement et sur lesquelles, par conséquent, nous n'insisterons pas. Le seul point que nous voulions faire ressortir ici, c'est que la conception d'Engelmann n'implique pas nécessairement une discontinuité : s'il est vrai que l'hétérogénéité suffit, nous devons attacher la plus grande valeur aux idées émises dans les passages suivants empruntés au texte du professeur hollandais :

...... « Jedenfalls aber liefert die gefundene Thatsache einen neuen und sehr wichtigen Grund für die Meinung, dass an den Zellgrenzen eine Discontinuität des Axencylinders bestehe, somit auch die Uebertragung der Erregung von Zelle auf Zelle nach dem für andere animale Zellenketten von mir aufgestelten Princip, durch unmittelbaren Zellcontakt, vermittelt werde.... Die Vermuthung ist erlaubt dass die Uebertragung der Erregung von einer Zelle auf die andere mehr Zeit in Anspruch nehmen wird, als die Uebertragung von Querschnitt auf Querschnitt innerhalb derselben Zelle... Es wäre zu untersuchen, ob die mittlere Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Nervenstamme eine Funktion der Länge der Nervenfaserzellen ist.... Wie dem auch sei, soviel darf man jedenfalls behaupten dass die Zellengrenzen in Bezug auf Leitung der Erregung *kritische Punkte* sind.

» So würde dann der Fall eintreten können, dass die Lei-

tung der Erregung an den Zellengrenzen unterbrochen wäre ohne dass die Zellen doch im übrigen Verlauf ihrer Länge irgend welchen Schaden gelitten hätten, sie konnten sehr wohl noch reizbar, noch leitungsfähig, noch im Besitz ihrer electromotorischen Fähigkeiten sein, aber weder Zuckung, noch Empfindung, noch negative Schwankung würden hiervon etwas verrathen können.

» Es ist ferner klar, dass unter Umständen auch die absolute Zahl der Zellengrenzen, welche die Erregung passiren muss, von deutlichen Einfluss auf die Grösse des zu beobachtenden Erfolges sein wird. »

Engelmann a entrevu tous les arguments que la physiologie peut emprunter ici à l'anatomie; on se demande même, en lisant ces lignes, si l'auteur n'a pas été dominé dans ses recherches anatomiques par les nécessités physiologiques que ses propres expériences lui faisaient comprendre d'une façon si lumineuse.

Dans ses études comparées sur l'action électrique des muscles et des nerfs, Engelmann (21) n'hésite pas à proclamer que les sections transversales naturelles des fibres nerveuses situées au niveau des étranglements de Ranvier sont, à l'état d'intégrité et de repos, inactives sous le rapport électromoteur. Les autres régions ne jouissent pas de cette propriété. Lorsqu'il s'agit d'expliquer ces différences, l'auteur se trouve assez embarrassé; il le serait sans doute beaucoup moins aujourd'hui, s'il voulait bien admettre notre manière de voir: en effet, l'existence d'une *région intermédiaire* distincte au point de vue chimique permet d'entrevoir un mécanisme de propagation qu'Engelmann a cherché, mais qu'il n'a pu faire intervenir dans l'explication de ses intéressantes expériences parce que la recherche microscopique l'a mal servi. Qu'il

nous suffise, pour le prouver, de rappeler ces mots, qui montrent jusqu'où a été poussée sa recherche et pourquoi elle n'a pas abouti : « Les particules nerveuses par lesquelles les cylindre-axes se touchent aux étranglements de Ranvier...... ne montrent au microscope rien qui les distingue des particules situées à l'intérieur des cellules...... elles ne jouent pas non plus, sous le rapport de la propagation de l'excitation, le rôle de faces-limites ou terminales. »

Avec la structure que nous avons signalée, les conditions ne changent-elles pas quelque peu? L'existence d'une *région intermédiaire* n'est-elle pas le postulatum qu'Engelmann a cherché ?

VI. Nous avons dit que le cylindre-axe représente à nos yeux un système capillaire ; on sait la résistance offerte par un tel système au passage de l'électricité, résistance accrue dans le cas du nerf, par suite de la faible conductibilité des matériaux en présence et de leur extrême ténuité ; enfin on sait également que l'état des ménisques et les variations de leurs formes sont directement en rapport avec les propriétés électriques du système tout entier. A ce point de vue, il nous avait été recommandé de fixer notre attention sur les dimensions des parties, soit au niveau de l'étranglement, soit dans le reste de la fibre.

Les dimensions en longueur et en largeur de chacun des segments interannulaires ont été évaluées par Ranvier aux chiffres suivants :

		Diamètre de la fibre.	Longueur du segment interannulaire.	
		mm.	mm.	mm.
Sciatique......	Chien.....	0,015	1,15 à	1,20
		0,010	0,92 à	0,1
	Grenouille.	0,005	0,75 à	0,80
		0,010	1,5 à	1,8

Mais il nous importait aussi de savoir si ces dimensions restaient les mêmes dans toute la longueur d'une même fibre ou si, comme l'affirme Renaut(33), « les tubes nerveux à myéline, à mesure qu'ils approchent de leur terminaison, deviennent composés de segments de plus en plus courts, leur diamètre transversal diminuant en même temps d'une manière progressive. »

A cet égard, nous ne pouvons être aussi affirmatifs : ne pouvant, avec une suffisante certitude, suivre une même fibre dans tout son trajet, nous avons mesuré les dimensions des segments sur le même nerf sciatique, dans trois régions, comme le renseigne le tableau suivant :

	Longueur en μ.	Épaisseur en μ.
Région centrale	227	19
	1130	23
	1610	23
	1740	23
	1670	19
	1325	15
	190	6
Région poplitée	1560	10
	1560	22
	1400	15
	990	22
Branches terminales	1565	23
	1325	11
	1420	11
	570	4
	1515	11

VII. Une dernière question : Le capillaire nerveux est-il invariable ?

Nous avons démontré que les *régions intermédiaires* qui

représentent les contacts capillaires, offrent des aspects variables; d'ailleurs tous les auteurs ont signalé et dessiné ces aspects multiples, et plusieurs d'entre eux, comme nous l'avons vu, les ont même mis en rapport avec l'état fonctionnel de la fibre. Ranvier et d'autres auteurs ont même cité des variations notables de la région de l'étranglement déterminées par des modifications dans l'activité du nerf (6). Nos recherches personnelles sur ce point ne sont pas assez avancées pour que nous puissions les publier maintenant, mais il est nécessaire que cette question soit élucidée pour que l'on puisse apprécier la véritable signification des étranglements de Ranvier et celle de la structure hétérogène que nous attribuons au cylindre-axe.

Ce travail a été fait à l'Institut Solvay, de mars 1890 à juin 1891. Nous exprimons toute notre reconnaissance à Monsieur le Professeur Heger, qui nous a guidé de ses conseils.



BIBLIOGRAPHIE.

(1) **Leeuwenhoek.** — Opera omn. Sc. arcana nat. detecta. Lugduni Batavorum, 1687.

(2) **Fontana.** — Traité sur le venin de la vipère. Florence, 1781.

(3) **Remak.** — Observationes anatomicæ et microsc de syst. nervosi structura. Berolini, 1838.

— Vorl. Mitth. micr. Beobacht. über d. inneren Bau der Cerebrospinalnerven und über d. Entwick. ihrer Formelemente. (*Müller's Archiv*, 1836.)

— Weitere mikr Beobacht. über die Primitivfasern des Nervensystems der Wirbelthiere. 1837.

(4 **Schwann.** — Mikrosk. Unters. über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen Berlin, 1839

(5) **Deiters.** — Unters. über Gehirn und Rückenmark. Braunschweig, 1865.

(6) **Ranvier.** — Rech. sur l'histol. et la phys. des nerfs. (*Arch. de Phys. norm. et pathol.*, t. IV.)

— Leçons sur l'histol. du syst nerveux. Paris, 1878.

— Traité techn. d'histologie. Paris, 1889.

(7) **J.-W. Von Wijhe.** — Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam, 1882.

(8) **Dohrn.** — Ueber die erste Anlage und Entwicklung der Motor. Rückenmarksnerven bei den Selachiern. (*Mitth. a. d. zool. Stat. zu Neapel*, t VIII, 1888).

(9) **Osc. Hertwig.** — Traité d'embryologie de l'homme et des vertébrés, traduit par Julin.

(10) **Vignal.** — Dével. d. élém. du syst. cérébro-spin. chez l'homme et les mammif.

(11) **Arndt.** — Etwas über die Axencylinder der Nervenf. (*Archiv f. path. Anat. u. Phys.*, Bd. 78, 1879.)

(12) **Boveri.** — Beiträge zur Kenntniss d. Nervenf. (*Abhand. d. k. Bayer. Akad. d. Wiss.*, II A., XV. Bd., II. Abth. 1885.)

(13) **Key et Retzius.** — Stud. in d. Anat. der Nervensystems. (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. IX, 1873.)

(14) **Kuhnt.** — Die periph. markhalt. Nervenf. (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XIII, 1876.)

(15) **Gedoelst.** — Étude sur la constit. cell. de la fibre nerveuse. (*Cellule*, t. III, fasc. I.)

— Nouv. rech. sur la const. cell. de la fibre nerv. (*Cellule*, t. V, fasc. I.)

(16) **Boll** — Neue Unters. zur Anat. und Phys. von *Torpedo*. (*Monatsber. d. könig. Preus. Acad. d. Wiss.* Berlin, 1875.)

— Ueber Zerzetzungsbilder der markh. Nervenf. (*Arch. f. Anat. und Entwickl.*, 1877.)

— Studi sulle imagini microsc. della fibra nervosa midollare. (*R. Accad. dei Lyncci.* Roma, 1877.)

(17) **Rawitz.** — Die Ranvier'schen Einschnürungen und Lanterman'schen Einkerbungen. (*Arch. f. Anat. u. Phys. — Anat. Abth.*, 1879.)

(18) **Jacobi.** — Zum feiner. Bau d. periph. markh. Nervenf. (*Verhandl. d. physik. med. Gesellsch. zu Würzburg*, Bd. XX, 1886.)

(19) **Schiefferdecker.** — Beiträge zur Kenntniss. des Baues der Nervenf. (*Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 30, 1887.)

— Nachtrag zu meiner Arbeit über d. Bau der Nervenf. (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 31, 1887.)

(20) **Maurice Leblanc.** — Du rôle de la tension superficielle dans les phénomènes physiol. (*La lum. électr.*, 13 mars 1886, t. XIX, n° 11.)

(21) **Engelmann.** — Ueber Degener. von Nervenf. (*Arch. f. d. gesammte Phys.*, Bd. 13, 1876.)

— Ueber die Discont. des Axencyl. und d. fibrill. Bau der Nervenfasern. (*Arch. f. d. gesammte Phys.*, Bd. 22, 1880.)

— Études comp. sur l'act. électr. des muscles et des nerfs. (*Arch. Néerl.*, t. XIII.)

(22) **Adamkiewicz.** — Les corpusc. nerv. (*Compt. rend. Soc. Biol.*, n° 36, 1885.)

— Die Nervenkörp. Ein neuer bisher unbek. morph. Bestandtheil d. periph. Nerven. (*Sitzungsb. d. k. Akad. Wien*, Bd. 91, Hft. 3, 1885.)

(23) **Lavdowsky.** — Ueber den feineren Bau d. markh. Nervenf. (*Neurol. Centralbl.*, Bd. IV, 1885.)

(24) **Ewald u. Kuhne.** — Ueber einen neuen Bestandtheil des Nervensystems. (*Verhandl. d. naturhist. med. Ver. zu Heidelberg*, 1877.)

(25) **Schmidt.** — On the construct. of the dark or double bordered nerve fibre. (*Month. micr. Journ.*, vol. 11, 1874.)

(26) **Lantermann.** — Bemerk. über d. fein. Bau d. markh. Nervenf. (*Med. Centralbl.*, Nr 95, 1874. — *Arch. f. Mikr.*, Bd. XIII, 1877.)

(27) **Rumpf.** — Zur Hist. d. Degenerationsvorg. in menschl. Rückenmarke. (*Centralbl. f. d. med. Wiss.*, nº 37, 1878.)

(28) **Lahousse.** — Sur l'ontogenèse du cervelet. (*Mém. cour. Acad. royale de méd. de Belg.*, t. VIII, 1887.)

(29) **Joseph.** — Ueber einige Bestandth. d. periph. markh. Nervenf. (*Sitzungsb. d. k. Preuss. Akad. Wiss.* Berlin, 1888.)

— Zur feineren Struktur der Nervenfasern. (*Verhandl. d. phys. Ges. zu Berlin*, 1888.)

(30) **Leydig.** — Bemerk. zum Bau des Nervenf. (*Biol. Centralbl.*, Bd. IX, nº 7, 1889.)

— Von Bau de thierischen Körpers. Tubingen, 1864.

(31) **Tourneux** et **Le Golf.** — Note sur les étranglements des tubes nerveux de la moelle épinière. (*Journal de l'Anatomie*, 1875.)

(32) **Jakimovitsch.** — Sur la struct. du cyl.-axe et des cell. nerv. (*Journ. de l'Anat. et de la Phys*, 1881.)

(33) **Renaut.** — Dict. enc. des Sc. méd., 2e série, t. XII. Art. : *Nerf.*

(34) **Waldeyer.** — Unters. über den Ursprung und den Verlauf des Axencyl. bei Wirbellosen und Wirbelthieren. (*Henle und Pfeffer's Zeitschr.*, XX, 1863.)

(35) **Merkel.** — Ueber die sogenannte Bindesubstanz der Centralorgane des Nervensystems. (*Zeitschr. f. rat. Med.*, Bd. 44, Hft. 1, 1868.)

(36) **Grandry.** — Rech. s. struct. int. du cyl. de l'axe et des cell. nerv. (*Bull. Acad. sc. de Belg.*, 1868, p. 306.)

(37) **Kölliker.** — Handbuch der Gewebelehre des Menschen.

(38) **Beale.** — On the active part of the nerve fibre and on the probable nature of the nerve current. (*Monthly micr. Journ.*, vol. VIII, 1872.)

(39) **Kühne u. Steiner.** — Beob. über markh. und marklose Nervenf. (*Unters. aus d. phys. Inst. d. Universität Heidelberg*, Bd. III, Hft. 1, 2, 1879.)

(40) **M. Schultze.** — Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut. Halle, 1862.

— Observationes de structura cellularum fibrarumque nervorum. Bonn, 1868.

(41) **Tizzoni.** — Zur Pathologie des Nervengewebes. (*Centralbl. f. d. med. Wiss.* nº 13, 1878.)

— Sulla patologia del tessuto nervoso. Observaz. ed experim. sulla istologia normale et patologica della fibra nervosa. Torino, 1878.

(42) **H. Schultze.** — Axencylinder und Gangl. Zelle. (*Arch. f. Anat.*, Taf. 10, Bd. 20, 1878.)

(43) **Frey.** — Précis d'histologie.

(44) **Kupffer.** — Ueber den Axenc. markh. Nervenf. (*Sitzgsb. d. math. phys. Cl. a. k. Bayer. Akad. d. Wiss.* München, Bd. XIII, 1884.)

(45) **Tamamschef.** — Ueber Nervenrohr, Axencyl. und Albuminstoffe. (*Centralbl. f. d. med. Wiss.*, n° 38, 1872.)

(46) **Todaro.** — Sulla structura dei pheni nervosi Parma, 1872.

(47) **Klein.** — Handbook for the phys. laboratory. Burdon Sanderson, London, 1873.

(48) **Feist.** — Beitr. zur Kenntniss der vitalen Methylenblaufarbung der Nervengewebes (*Arch. f. Anat. und Phys.*, Jahrg. 1890, *Anat. Abth.*, 1 u. 2. Heft.

(49) **Mauthner.** — Beitr. zur näh. Kenntniss d. morph. Elemente d. Nervensystem. Wien, 1862.

(50) **Fromann.** — Zur Silberfärbung des Axencyl (*Arch. f. pathol. Anat. u. Phys.* Bd. XXXI, Heft 2.)

(51) **Roudanowsky.** — Observ. sur la struct. du syst. nerv. (*Compt. R.*, déc. 1864.)

(52) **Klebs.** — Die Nerven der organischen Muskelfasern. (*Arch. f. path. Anat. u. Phys.*, Bd. XXXI, Heft. 1 u. 2.)

(53) **Fleischl.** — Ueber die Beschaffenheit des Axencylinders. (*C. Ludwig's Festgabe*. Leipzig, 1874.)

(54) **Dubois-Reymond.** — Gesammelte Abhandlungen 2. Allgem. Muskel u. Nervenphysik.

(55) **Bowditch.** — Ueber den Nachweis der Unermüdlichkeit der Saügethiernerven. (*Arch. f. Anat. und Phys.*, 1890. *Phys. Abth.*, p. 505.)

— What is nerve force? (*Proc. of the Amer. Assoc f. the advanc. of sc.*, vol. XXXV.)

(56) **Grützner.** Ueber verschiedene Arten der Nervenerregung. (*Archiv f. d. ges. Phys.*, 1878.)

(57) **Meynert.** — Psychiatrie.

(58) **Ramon y Cajal.** — Nota sobre la estructura de los tubos nerviosos del lobulo cerebral electrico del Torpedo. (*Rev. trim. d. Hist. Norm. y Patolog.* Barcel., 1888, n° 2.)

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

Fig. 1. Fibre du sciatique de la grenouille.

Le nerf a été dissocié dans l'éther. — Après l'action du dissolvant, la préparation a été traitée par le nitrate d'argent (3 °/₀) ; l'imprégnation a été continuée pendant vingt minutes dans l'obscurité.

Le dessin est fait après deux heures d'exposition de la préparation à la lumière du jour.

La *région intermédiaire* est restée incolore.

Au niveau de l'étranglement, on observe une formation correspondant au corps biconique de Ranvier.

Fig. 2. Fibre du sciatique de la grenouille.

Le nerf a été plongé dans l'éther pendant quarante minutes. — La dissociation s'est faite dans le même liquide.

La préparation a été soumise ensuite à l'action du nitrate d'argent. — L'imprégnation à l'obscurité a été continuée pendant quarante minutes.

Après lavage rapide de la préparation, celle-ci a été exposée à la lumière du jour.

Le dessin est fait après deux jours de réduction.

La *région intermédiaire* est nettement différenciée.

Le cylindre-axe est coloré dans toute la longueur du segment interannulaire.

Fig. 3. Fibre du sciatique de la grenouille.

La dissociation du nerf a été faite dans le chloroforme.

L'imprégnation par le nitrate d'argent a été faite d'après la méthode indiquée pour la fibre n° 1.

Le dessin est fait après deux jours de réduction du nitrate d'argent.

Fig. 4 et 5. Fibres du sciatique de la grenouille.

Ces préparations ont été obtenues par la méthode indiquée pour la fibre n° 3.

Les dessins sont faits après trois jours de réduction.

N. B. On notera dans ces cinq figures :

1° La *région intermédiaire* claire qui se trouve dans le cylindre-axe au niveau de l'étranglement ;

2° Les aspects variés de ces régions intermédiaires.

FIG. 6. Fibre du sciatique du lapin.

Le nerf est dissocié dans la solution de nitrate d'argent à 3 %.

Le dessin est fait une heure après la dissociation. Il représente le deuxième stade de la fixation du cylindre-axe par le sel d'argent.

Au niveau de l'étranglement existe la *région intermédiaire* du cylindre-axe, qui est incolore et qui est limitée par une paroi bien distincte et bien nette.

De chaque côté de la région intermédiaire existe un fort culot d'argent réduit par la substance propre du cylindre-axe.

FIG. 7. Fibre du sciatique du lapin.

Ce dernier représente la fibre nº 6, après 2 1/2 heures de réduction en pleine lumière du jour.

Le dessin donne une idée du troisième stade de la fixation du cylindre-axe par le nitrate d'argent.

La région intermédiaire s'est colorée. Elle n'est plus différenciée des autres parties du cylindre-axe.

FIG. 8. Fibre du sciatique du chien.

Le nerf a été mis pendant vingt-quatre heures dans le liquide de Friedmann modifié.

Après dissociation, les fibres nerveuses ont été colorées par l'éosine.

La myéline est dissoute; le reticulum myélinique est très net; le cylindre-axe présente manifestement deux régions : une région centrale fortement colorée, une région périphérique beaucoup plus claire.

FIG. 9. Fibres du sciatique du lapin.

Le nerf a été enlevé avec toutes les précautions possibles pour ne pas le tirailler. La dissociation a été grossière; les fibres nerveuses sont très peu isolées les unes des autres.

La préparation a été fixée par l'acide osmique au 1/500.

Le dessin est fait dans les premiers temps de la fixation.

Il représente deux étranglements qui n'ont pas du tout été étendus.

Le cylindre-axe est apparent dans toute la longueur de la fibre. La myéline ne le touche en aucun point. La zone myélinique présente de nombreux boursouflements vers la région de l'étranglement. Ces irrégularités de la myéline ne se retrouvent sur aucun de nos dessins représentant une fibre plus ou moins étendue.

FIG. 10. Fibres du sciatique du lapin. (Coupe longitudinale du nerf.)

Le nerf est demeuré quinze heures dans l'acide osmique au 1/500.

Après inclusion dans la paraffine, il a été coupé au microtome.

La préparation qui est figurée ici a été colorée par la safranine.

On remarquera dans ce dessin les aspects multiples sous lesquels se présentent les étranglements de Ranvier, les variations de volume du cylindre-axe à leur niveau, les expansions membraneuses (plaques cellulaires de Gedoelst) qui existent dans cette région.

PLANCHE II.

Fig. 1. Coupe transversale d'une partie d'un nerf du plexus brachial du lapin

Fixation au liquide de Gilson et coloration par la safranine.

On remarquera sur cette figure :

1° La coloration intense de la partie centrale du cylindre-axe ;

2° La faible coloration de la région périphérique de ce cylindre;

3° Les tractus qui viennent se fixer au cylindre-axe et qui vont se perdre à la périphérie dans la myéline. Ces éléments existent dans la coupe de quelques fibres seulement;

4° La zone claire qui sépare le cylindre-axe de la myéline.

Fig. 2. Fibre du sciatique de la grenouille.

Fixation au moyen du nitrate d'argent à 1 °/o. Le nerf est dissocié dans ce liquide et la préparation est exposée immédiatement à la lumière.

Cette fibre présente à noter la strie noire transversale qui existe au niveau de l'étranglement.

L'obliquité de cette zone de réduction, sa position irrégulière vis-à-vis de la paroi limitante de l'étranglement indiquent suffisamment qu'elle est indépendante de la membrane de la fibre et qu'elle ne pourrait faire conclure à l'existence d'une substance cimentaire réunissant les membranes de Schwann qui seraient interrompues au niveau de l'étranglement.

Fig. 3. Fibre nerveuse du sciatique du chien.

Fixation au nitrate d'argent à 1 °/o.

Le nerf est dissocié dans le réactif. La préparation est exposée immédiatement à la lumière du jour.

Après quarante-cinq minutes, une fibre, pour laquelle nous avons suivi les différentes périodes de la fixation, *présente l'aspect ci-joint.*

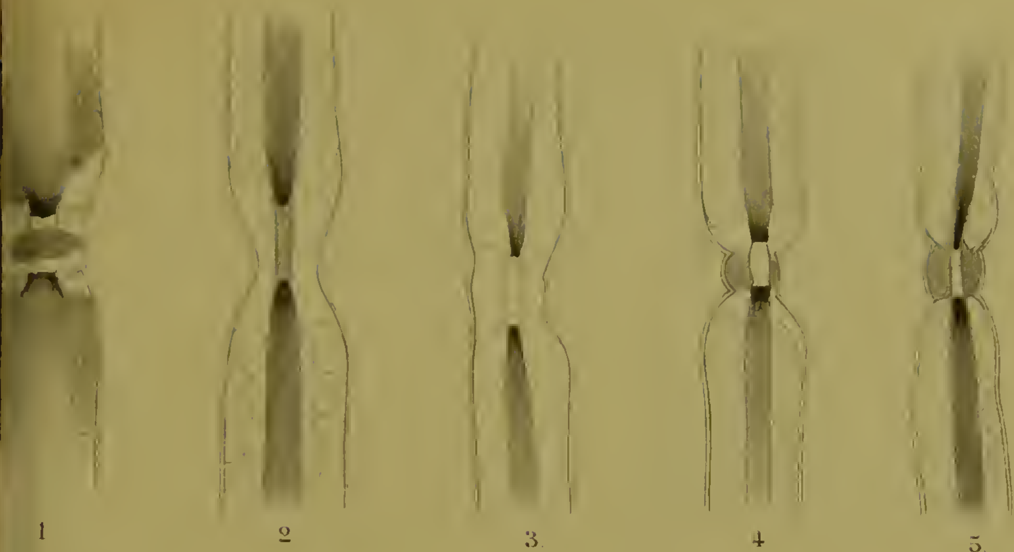
Au niveau de l'étranglement, le cylindre-axe, localement gonflé, présente une *région intermédiaire* presque absolument claire, mais limitée par une membrane obscure et bien apparente.

En partant de la région de l'étranglement, le cylindre-axe augmente de calibre ; il présente des masses noires qui limitent de chaque côté la *région intermédiaire.* Le cylindre-axe ne peut pas être suivi bien loin dans le segment interannulaire à cause de l'opacité de la myéline.

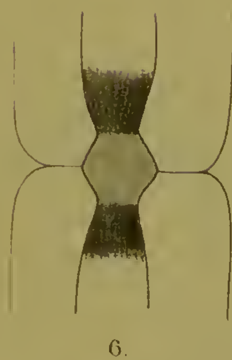
Fig. 4, 5 et 6. Étude de la réduction du nitrate d'argent dans les capillaires.

Les capillaires sont remplis d'albumine; ils sont plongés, par une extrémité, dans une solution de nitrate d'argent à 2 °/o.

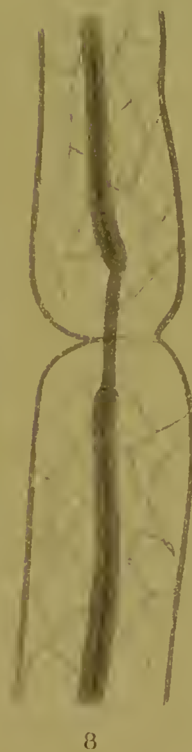
Quand ce liquide a atteint un certain niveau dans les tubes, ceux-ci sont exposés à la lumière.











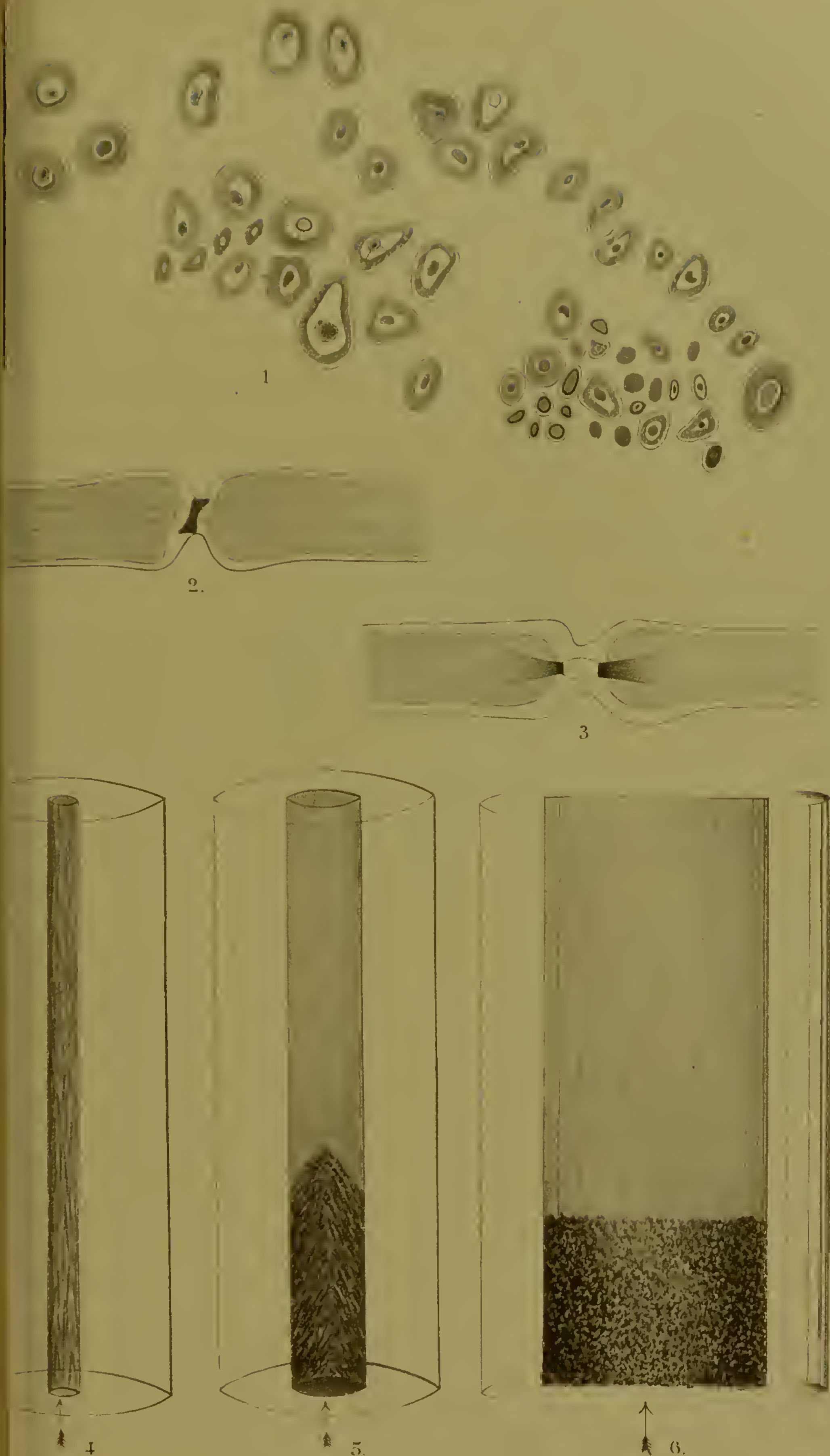


10. 8 9

r ad natur. del. 1891
y. Univ. de Bruxelles.

Lith. G. Severeyns, succr J. L. Goffart.

Contribution à l'étude de la fibre nerveuse cérébro-spinale.



d. natur del 1891
Univ. de Bruxelles

Lith. G. Severeyns, succ! J. L. Goffart.

Contribution à l'étude de la fibre nerveuse cérébro-spinale.

FIG. 4. Capillaire de petit calibre.
On notera l'aspect fibreux du contenu.

FIG. 5. Capillaire de calibre moyen.
On remarquera la forme de la surface de pénétration progressive du sel d'argent dans la solution d'albumine et on notera la striation (à lignes obliques convergentes) de la zone dans laquelle la réduction s'est déjà opérée.

FIG. 6. Capillaire de gros calibre.
Le précipité déterminé par la réduction est granuleux.

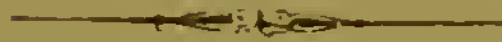


TABLE DES MATIÈRES.